



[UN SUPERVIVIENTE ENTRE VOLCANES]

EL PINO CANARIO

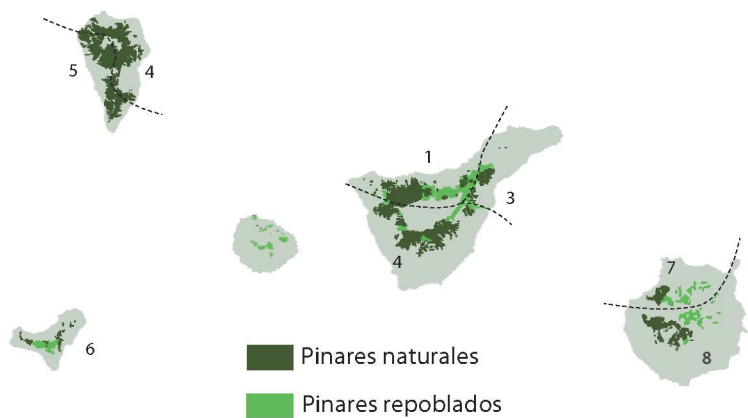
The Canary Island pine: surviving among volcanoes

The Canary Island pine *Pinus canariensis* is the main forest species of the western Canary Islands. The species occupies a wide range of elevations and climates in sharply different habitats, and it is able to withstand devastating perturbations, such as forest fires or volcanic activity. The remarkable ecological amplitude of the Canary Island pine is related to a series of structural and functional adaptations whose combination makes this species unique among conifers: re-sprouting and healing ability after fire or injury, a colonizing character of bare soils produced after volcanic eruptions by means of high seed dispersal ability, presence of serotinous cones, adaptations to drought, etc. Many of these adaptations occur locally in specific populations, and have been acquired along the long evolutionary periods when the species was subjected to an extremely unstable volcanic environment. Physiological and genetic approaches provide deep knowledge of the biological basis that govern these adaptations, which is needed to ensure the conservation of the species in areas potentially subjected to recurrent forest fires or volcanism.

UNAI LÓPEZ DE HEREDIA, ROSANA LÓPEZ, CARMEN COLLADA, PILAR PITA,
JOSÉ CARLOS MIRANDA, VÍCTOR CHANO, ÁLVARO SOTO Y LUIS GIL

Amplitud ecológica: el vulcanismo y la acción humana explican la distribución actual del pino canario

El pino canario *Pinus canariensis* es la principal especie forestal de las islas Canarias, ocupa cerca de 55000 ha y determina el hábitat de numerosas especies de fauna y flora asociadas. Si se compara con otras especies del género *Pinus*, el pino canario es una de las que presenta un rango de distribución más reducido. En la actualidad, está confinado de forma natural a las islas occidentales (Gran Canaria, Tenerife, La Palma, La Gomera y El Hierro) y ha



[FIGURA 1]
El pino canario ocupa una gran variedad de hábitats en las islas Canarias occidentales.

desaparecido de Fuerteventura y Lanzarote. Abarca una amplia diversidad de hábitats: desde los pinares abiertos de los barrancos del sur de Gran Canaria, con menos de 300 mm de precipitación anual, hasta los pinares mixtos con monte verde en la orientaciones norte, influidas por los vientos alisios cargados de humedad y con una precipitación superior a los 1200 mm anuales. Su rango altitudinal va de los

200 m s. n. m. a los 2400 m s. n. m. y es una especie colonizadora capaz de vivir en coladas volcánicas o sobre depósitos de piroclastos y afloramientos de naturaleza sálica^{1,2}, con un alto grado de sequía edáfica por su escasísima capacidad de retención de agua y en los que el pino canario resulta muy competitivo frente a otras especies.

El vulcanismo, responsable de la formación de las islas Canarias, ha tenido un fuerte impacto en la diversidad genética, la demografía y, consecuentemente, en la distribución actual del pino canario. Su evolución temprana está ligada al amplio rango de distribución ocupado por un antepasado suyo, que se localizaba a lo largo de Eurasia durante el Mioceno (desde hace 23 millones de años hasta hace 5,5 millo-

nes de años). Fue al final de este periodo cuando se produjo la divergencia de sus especies más cercanas evolutivamente³: los pinares mediterráneos *Pinus pinaster*, *Pinus pinea*, *Pinus halepensis* y *Pinus brutia*; y el pino del Himalaya *Pinus roxburghii*.

El registro fósil apoya la hipótesis de una distribución circunmediterránea de pinares relacionados con el canario en el Mioceno medio⁴. Se han encontrado fósiles terciarios de pino canario o un ancestro próximo en Austria —de hace 15,5 millones de años—⁵, el sur de Francia —de hace 14,5 millones de años—^{6,7}, Turquía —de hace 5,3 millones de años—⁸ y la península ibérica —de hace 2 millones de años—. El inicio de los ciclos glaciares del Pleistoceno supuso probablemente la extinción de las po-

blaciones del sur de Europa y del norte de África⁹. En este contexto, las islas Canarias debieron de constituir el único refugio para la especie.

A pesar de que se ha sugerido que el origen del pino en las islas Canarias pudiera haber estado en las montañas del Atlas¹⁰, no existe un registro fósil que apoye esta hipótesis. Ya en las islas, la antigua presencia de la especie en Lanzarote y Fuerteventura queda acreditada por la presencia de polen de pino en yacimientos históricos¹¹. No obstante, la magnitud de la actividad humana terminó por extinguir la especie en las islas orientales. Los fósiles más antiguos encontrados en las islas Canarias proceden de Tirajana, en Gran Canaria, y datan de hace 13,5 millones de años, poco tiempo después del surgimiento de la isla¹². También se han encontrado fósiles pleistocenos datados en 1,2 millones de años en La Palma, lo que sugiere una rápida colonización desde su formación. En Tenerife, los fósiles encontrados datan de hace 600000 años, coincidiendo con la fase III del edificio de las Cañadas¹³, pero, sin duda, debió de habitar la isla con anterioridad. La colonización de las islas por parte del pino canario debió de ser relativamente rápida, ayudada por la gran capacidad dispersiva de sus semillas¹⁴.

Si bien la ausencia de un registro fósil más completo dificulta trazar con precisión los cambios producidos en la distribución del pino canario, recientes análisis moleculares han mostrado que la diversidad genética y la frecuencia de algunas variantes genéticas raras en las poblaciones actuales están muy relacionadas con la edad del sustrato, estimada desde el momento en el que se produjo la erupción volcánica¹⁵. Así, el escenario más probable trazado por los marcadores moleculares^{15,16} permite reconstruir de manera aproximada la ruta seguida por el pino canario en la colonización de las islas, dado que las poblaciones situadas en las más estables y con sustratos más antiguos (Gran Canaria y Tenerife) muestran una menor diversidad que aquellas localizadas en islas con sustratos más modernos (La Palma y El Hierro).

Este fenómeno está relacionado con factores que inciden en la demografía de las poblaciones de pino canario, tales como cuellos de botella (drásticas reducciones en el tamaño efectivo de la población), colonizaciones de coladas lávicas o persistencia tras lluvia de piroclastos o incendios. Estos factores están

La gran amplitud ecológica del pino canario y su resiliencia permiten encontrar ejemplares de porte retorcido en regiones a gran altitud, por encima del mar de nubes y con nieve en gran parte del año.

[FOTO y FOTO PORTADA:
Samuel García]



asociados a los eventos catastróficos relacionados con las perturbaciones volcánicas y condicionan las rutas de colonización de las islas por parte del pino canario.

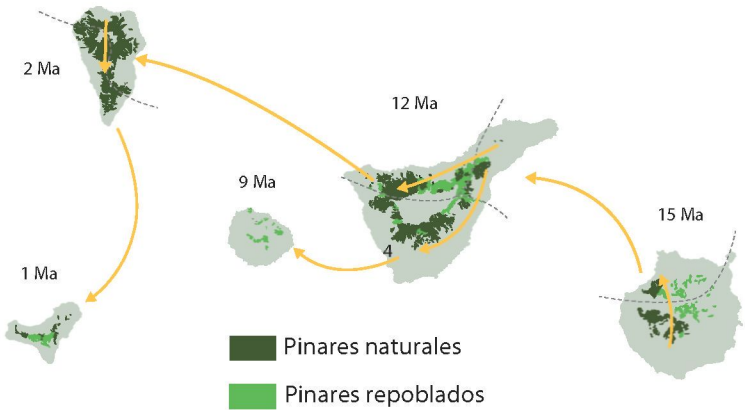
Pero no solo las perturbaciones volcánicas han influido en la historia evolutiva del pino canario. La distribución actual de la especie refleja, necesariamente, la intensa actividad humana en las islas Canarias^{17,18}, que ha producido los efectos duales de deforestación histórica y de reforestación. La acción del ganado caprino y el continuo aprovechamiento del pino canario para la extracción de leñas, tea y pinocha desde antiguo, produjeron la fragmentación de los pinares y redujeron sus efectivos poblacionales, sobre todo a partir de la conquista castellana (siglo XIII)¹⁸. No fue hasta mediados del siglo XX cuando se produjo un cambio significativo en

las políticas forestales, que propiciaron esfuerzos de reforestación y, en consecuencia, una mayor recuperación del territorio por parte de la especie.

En las últimas décadas, la principal amenaza de las masas boscosas de las islas son los incendios forestales, si bien el fuego de origen antrópico ya fue causa de extinción en el periodo aborigen de algunas especies de árboles de los géneros *Quercus* y *Carpinus*¹⁹. En el periodo 1983-2006 se quemaron 31337,8 ha de superficie arbolada en las islas occidentales y el 94,8% de esta superficie correspondía a pinares de pino canario¹⁸. No obstante, la evolución del pino canario en un ambiente volcánico, altamente inestable, le ha conferido unas singulares características adaptativas que resultan en una gran resiliencia (capacidad de una especie para absorber perturbaciones). El pino canario es capaz de minimizar los daños causados por las sustancias tóxicas emitidas por los volcanes, como ha mostrado un reciente estudio que contempla la posible movilización de los altos contenidos de mercurio en la madera durante la erupción hacia la corteza²⁰. Además, el pino canario presenta adaptaciones para hacer frente a los efectos de posibles fuegos asociados al vulcanismo recurrente y a la intensa actividad humana transformadora del paisaje canario, gracias a su capacidad colonizadora y a la resistencia de los árboles individuales frente a las perturbaciones, a través del rebrote y la cicatrización.

[FIGURA 2]

Propuesta de colonización de las islas por el pino canario a partir de estudios moleculares^{15,16}. El escaso registro fósil sugiere que las islas se colonizaron inmediatamente después de su formación.



[FIGURA 3]

[A] La resina tiene una gran importancia en el aislamiento de las heridas antes de que el pino canario regenere sus tejidos tras una herida como la producida por los recolectores de tea.

[B] El pino canario es capaz de rebrotar tras un incendio.



Rebrote y cicatrización

Sin lugar a dudas, dos de las características más notables del pino canario son su capacidad de cicatrizar las heridas y, más aún, la de rebrotar, facultad bastante rara entre los pinos. Ambas están ligadas a la evolución de la especie en un entorno modelado por eventos volcánicos más o menos devastadores, con emisión de piroclastos a largas distancias, causantes de daños traumáticos masivos en la parte aérea de muchos pies, los cuales serían así eficazmente restañados.

La emisión de brotes de cepa y epicórmicos (aquellos que crecen de yemas durmientes en la base del tronco o de las ramas), el potencial

puesta al exterior se cubre de resina para evitar tanto la desecación como la entrada de patógenos. En ejemplares centenarios, el duramen enteedo evita la pudrición del tronco y ayuda a sellar las heridas extendiéndose de forma radial hasta las zonas más exteriores del xilema^{22,23}. Este eficaz sistema de sellado impide, sin embargo, la cicatrización directamente a partir de la superficie de la herida, descrita para angiospermas. Por el contrario, el pino canario debe cicatrizar a partir de los bordes de la herida. El cámbium vascular, el tejido que da origen a la madera y el floema, deberá ir formando un callo y tejido de cicatrización que irá recubriendo la herida hasta cerrarla en un proceso que puede durar varios años en función del tamaño de la herida y del vigor del árbol²³.

En investigaciones que han evaluado la resuesta de un anillado completo del tallo se ha



La Palma, 1949



La Palma, 2012

[FIGURA 4]

Aspecto del volcán de Duraznero, La Palma, tras la erupción en 1949 y 63 años después. La mayor parte de los individuos de la zona afectada por la erupción no sobrevivió, aunque actualmente se ven ya individuos con copa verde que cicatrizaron sus heridas y regeneraron sus tejidos tras la erupción. Se observaron rastros de mercurio tanto en la madera dañada por el impacto de los piroclastos, como en la corteza²⁰.

de cicatrización y el mayor contenido en resina del duramen en comparación con otras especies de pinos, se han relacionado con algunas características de la madera del pino canario, como la presencia de abundante parénquima axial y radial, y un elevado número de canales resiníferos²⁰. Tras infligir un daño a la parte aérea de la planta, la superficie de xilema ex-

observado el inicio de un abundante rebrote en la parte por debajo del anillo, mientras que la parte superior empieza a hincharse de manera llamativa debido a una acumulación de azúcares que ven interrumpido su flujo a través del floema²⁴. Pasados unos días, empiezan a crecer estructuras en forma de columna que se originan desde el margen superior del anillo y desde

[FIGURA 5]

Proceso de cicatrización y regeneración de tejidos en tallos de pino canario anillados completamente²³. Hasta los 40 días desde el anillado se produce un incremento del diámetro del tallo en la parte superior de la herida [A y B]. A los 60 días aparecen unas protuberancias [C], que se convierten en columnas a los 100 días desde el anillado [D] y que pueden llegar a reconectar la parte superior y la parte inferior del tallo [E], con lo que se recupera la capacidad de conducir la savia.



las células de parénquima asociadas a los canales resiníferos en el interior de la superficie de la herida y que aceleran el proceso de cicatrización, característica no descrita hasta la fecha para otras coníferas²³. En el caso de árboles viejos o anillos muy anchos, el proceso de cicatrización puede tardar años, con lo que se agotan poco a poco las reservas acumuladas en las raíces, que van perdiendo paulatinamente su capacidad de absorción de agua hasta que el árbol muere.

El pino canario posee una gran capacidad para dispersar sus semilla

El pino canario es un gran dispersor de semillas. Su eficacia en la dispersión ha sido acreditada en un trabajo reciente que modeliza las dispersiones primaria (la que se produce cuando las semillas se liberan de la rama y alcanzan el suelo) y efectiva (proceso subsiguiente por el cual las semillas germinan y se establecen) en pinares densos y en pinares abiertos¹⁴. En ambas

tipologías de pinares los resultados han mostrado una capacidad muy elevada para dispersar las semillas en comparación con otras especies de pinos, llegando a alcanzar una media de 60 m en pinares densos y de 800 m en pinares muy abiertos. Una vez la semilla se dispersa, el establecimiento se produce *in situ*, ya que especialistas del pinar como el pinzón azul *Fryngilla teydea* o el pico picapinos *Dendrocopos major* se consideran como mucho predadores, pero no dispersores²⁵.

Uno de los factores que puede explicar la eficacia en la dispersión de semillas del pino canario es el hecho de que el ala de su semilla es adnata, es decir, está completamente adherida a la semilla de manera que no pueden separarse sin que se destruya. Este tipo de semillas se dispersan inmediatamente por el viento en el momento en que son liberadas de la piña. Al abrirse la piña cuando todavía está en el árbol y dada la gran altura que suelen alcanzar los ejemplares de pino canario, frecuentemente localizados en riscos o en zonas con grandes pendientes, parece lógico pensar que este tipo de semillas puede alcanzar grandes distancias de dispersión. No en vano, el pino canario y el pino centroamericano *Pinus caribaea* son llamados «saltadores de islas»²⁶.

La gran capacidad dispersiva del pino canario y su mayor competitividad frente a otras gimnospermas y angiospermas son factores clave para explicar fenómenos como la ya men-

cionada rápida colonización de nuevos sustratos producto del vulcanismo, la sustitución del bosque termófilo tras la degradación acaecida en los últimos dos milenios¹⁸ o el progresivo aumento en altitud de la especie por encima del límite forestal, cuyo incremento está previsto en un contexto de cambio climático.

Una de las adaptaciones al vulcanismo del pino canario es la capacidad de producir piñas serótinas (que permanecen cerradas durante años en el árbol), carácter propio de los pinos que siguen una estrategia distinta, apostando por la permanencia de la masa (asegurada por un abundante regenerado) y no por la de los adultos²⁷. Las piñas serótinas se abren tras golpes de calor y dispersan un elevado número de piñones que germinan tras la eliminación de la gruesa capa de pinocha por el fuego o con la acumulación de cenizas tras erupciones volcánicas y la mayor iluminación debido a la destrucción del sotobosque. Las plántulas procedentes de piñas serótinas bajo el pinar no tienen ninguna viabilidad al no poder competir con los adultos que rebrotan tras el incendio, pero sí tienen sentido en un contexto de vulcanismo, pues ocupan zonas colindantes que habrían estado ocupadas por especies incapaces de recuperarse tras la perturbación. Las poblaciones que crecen en los lugares más húmedos y fértiles, donde el pino entra en competencia con otras especies, presentan una serotinia más marcada y cortezas más gruesas²⁸.



Variabilidad genética y plasticidad fenotípica

Para el estudio de la variabilidad genética de las poblaciones de pino canario se han utilizado dos enfoques distintos. El primero utiliza herramientas moleculares neutras (no sometidas a selección natural), tales como el ADN del cloroplasto o algunos genes nucleares, para evaluar el grado de aislamiento genético entre las poblaciones y las variaciones en su diversidad. El segundo enfoque emplea ensayos de campo y de laboratorio, en los que se estudia bajo distintas condiciones ambientales el comporta-

[FIGURA 6]

[A] Corte transversal de un fuste de pino canario con un severo traumatismo completamente cicatrizado. En la imagen se aprecia la amplitud de la herida (cerca de un tercio del perímetro en el momento del daño; línea continua), así como la zona enteada en respuesta al traumatismo.

[B] Vista al microscopio del proceso de regeneración de tejidos a partir los extremos de la herida. Al final de este proceso, la herida queda englobada por completo por los nuevos tejidos generados.

miento de varias poblaciones con relación a determinados caracteres que están sujetos a fuerzas selectivas.

La expansión y diferenciación de las poblaciones de pino canario parecen ser resultado de una dinámica de extinciones locales y recolonizaciones en las que el vulcanismo ha jugado un papel decisivo¹⁴. Las altas tasas de migración observadas, como corresponde a una especie anemófila (que dispersa su polen por medio del viento) y alógama (presenta polinización cruzada y fecundación entre individuos genéticamente diferentes), y la ya citada gran capacidad de dispersión de semillas, han favorecido una relativa homogeneización genética de las poblaciones. No obstante, se ha mantenido cierta diferenciación entre ellas, incluso entre las que crecen muy próximas, debido a la fisiografía de las islas y a la presencia en el pasado de extensas masas de bosque termófilo y monteverde, que actuarían como barreras para la difusión de polen y semillas. Esta gran variación ambiental de los sitios donde habita el pino canario, junto con las grandes perturbaciones, ha supuesto la aparición de adaptaciones locales (diferenciación genética entre poblaciones en una serie de caracteres) relacionadas sobre todo con la resistencia a la sequía, a pesar del elevado flujo genético. Además, a nivel específico, se

ha favorecido una gran plasticidad fenotípica (capacidad de un individuo de modificar su morfología y su fisiología en respuesta a cambios en el entorno) que permite al pino canario adaptarse a condiciones muy contrastadas²⁹.

A la baja capacidad de retención de agua del suelo, que es común a casi todos los pinares, se suma la aridez climática en las vertientes sur de Gran Canaria y Tenerife, allí donde no llega el mar de nubes pero sí vientos cálidos y secos procedentes del desierto del Sáhara. Los pinos que crecen en estos lugares desarrollan sistemas radicales más potentes para aumentar la captación de agua³⁰ y desarrollan tejidos para la conducción de agua (xilemas) más resistentes a la formación de embolias; es decir, que evitan la ruptura de la columna de agua desde las raíces hasta las hojas en condiciones de sequía³¹. La anatomía de las acículas de estas poblaciones favorece una reducción en la pérdida de agua por transpiración para así poder seguir fotosintetizando por más tiempo cuando el agua es escasa³⁰. Sin embargo, el coste metabólico de estas estructuras parece ser bastante alto y la planta no es capaz de producirlas hasta que no cuenta con unas buenas reservas, por lo que mantiene acículas juveniles, menos costosas en su formación pero más sensibles a los ambientes desfavorables en sus primeros años.

Así, las plántulas de las poblaciones más secas alcanzan la madurez vegetativa más tarde que las de ambientes más húmedos. No obstante, cuando estas últimas se plantan en un sitio seco sobreviven peor que las plántulas procedentes de zonas secas³².

Los pinos que viven en sitios áridos tienen menor cantidad de albura (porción viva del tronco) que los pinos influenciados por el mar de nubes³³, lo que les puede suponer una ventaja en condiciones desfavorables. Además, las copas son menos densas en poblaciones áridas debido a un menor número de hojas y a que estas son más cortas. Estas acículas presentan tejidos protectores más gruesos y con más tejido de transfusión a costa de la reducción del tejido fotosintético³⁴. A pesar de ello, encontramos en estos lugares ejemplares de tamaño considerable, aunque en densidades mucho menores que en las vertientes norte o en las islas más occidentales.

Es también llamativa la variada morfología de las piñas en la especie. En las zonas secas y frías, las piñas son más grandes y con apófisis más prominentes, y contienen piñones con alas más largas, lo que implica mayor capacidad de dispersión y más cantidad de reservas, que aumentan la probabilidad de establecimiento y supervivencia de las plántulas³⁵. De hecho, la semilla de pino canario tiene un con-

tenido en proteína total muy superior al de otras especies de pinos³⁶

Conclusiones y perspectivas

El pino canario constituye una singularidad dentro del conjunto de pinos, ya que presenta una amplia gama de estrategias que permiten su persistencia y que han sido adquiridas a lo largo de su evolución en un ambiente volcánico. Todos los pinos son especies que presentan adaptaciones frente al fuego y se centran en dos estrategias: 1) una eficiente dispersión posincendio basada en una gran capacidad dispersiva y en la presencia de piñas serótinas; y 2) la resistencia individual, con cortezas gruesas que les permiten alcanzar gran longevidad.

Como se ha visto en este trabajo, el pino canario presenta adaptaciones pertenecientes a las dos estrategias y, además, mantiene la capacidad de rebrote. Nuestros futuros trabajos se centrarán en conocer más acerca de los procesos fisiológicos y genómicos que subyacen a las estrategias del pino canario frente a volcanes y fuegos asociados. []



El pino canario es también la primera especie leñosa en colonizar hábitats inhóspitos a gran altitud, por encima del *timberline* (límite altitudinal del arbolado). El avance del pinar es rápido y se produce en frentes continuos y densos.

[FOTO y ÚLTIMA FOTO:
Samuel García]



AGRADECIMIENTOS

Al Gobierno canario, a los cabildos de Tenerife, Gran Canaria, La Palma y El Hierro, y a los parques nacionales de la Caldera de Taburiente y del Teide, por su constante apoyo en el estudio del pino canario. También al Ministerio de Ciencia e Innovación y al Organismo Autónomo de Parques Nacionales (MAGRAMA), por financiar los proyectos de investigación centrados en el pino canario AGL2009-10606 y SPIIP2014-01093, respectivamente.

BIBLIOGRAFÍA

1 DEL ARCO, MJ; PL PÉREZ DE PAZ y O RODRÍGUEZ: *Atlas cartográfico de los pinares canarios: Tenerife*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial, 1992.

2 PÉREZ DE PAZ, P; M DEL ARCO; O RODRÍGUEZ y otros: *Atlas cartográfico de los pinares canarios: Gran Canaria y plantaciones de Fuerteventura y Lanzarote*. Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial del Gobierno de Canarias, 1994.

3 GRIVET, D; J CLIMENT y M ZABAL-AGUIRRE: «Adaptive evolution of Mediterranean pines». *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2013, vol. 68, n.º 3, pp. 555-566.

4 FRANKIS, M: «*Pinus brutia* (Pinaceae)». *Curtis’ Botanical Magazine*, 1999, vol. 16, n.º 3, pp. 173-184.

5 KLAUS, W: «Ein *Pinus canariensis* Smith-Zapfenfund aus dem Ober-Miozän (Pannon) des Wiener Beckens: A fossil cone of *Pinus canariensis* Smith from the Upper Miocene (Pannon) of the Vienna Bassin (Austria)». *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie A Für Mineralogie Und Petrographie, Geologie Und Paläon-*

tologie, Anthropologie Und Prähistorie, 1982, vol. 84, pp. 79-84.

6 SAPORTA, G: «Etudes sur la végétation du Sud-Est de la France à l’époque Tertiaire». *Annales des Sciences Naturelles: Botanique*, 1865, serie 5, pp. 5-152.

7 DEPAPE, G: «Recherches sur la flore pliocène de la Vallée du Rhône. Flores de Saint Marcel (Ardèche) et de Théziers (Gard)». *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 1922, serie 10, t. IV, pp. 73-265.

8 KASAPLIGIL, B: «A Late-Tertiary conifer-hardwood forest from the vicinity of Güvem village, near Kızılcahamam, Ankara». *Bulletin of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey*, 1977, n.º 88, pp. 25-33.

9 HEWITT, GM: «Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary». *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2004, vol. 359, n.º , pp. 183-195.

10 CEBALLOS, L y F ORTUÑO: *Estudio sobre la vegetación y la flora forestal de las Canarias Occidentales*. Instituto Forestal de Investigaciones y Experiencias (I. F. I. E.). Dirección General de Montes, Caza y Pesca Fluvial, Ministerio de Agricultura, 1951.

11 MACHADO, C: «Reconstrucción paleoecológica y etnoarqueológica por medio del análisis antracológico. La cueva de Villaverde, Fuerteventura», en RAMIL, P; C FERNÁNDEZ y M RODRIGUEZ (eds.): *Actas del Simposio Paleoambiente en la Península Ibérica*, 1996, pp. 261-274.

12 GARCÍA-TALavera, F; L SÁNCHEZ-PINTO y S SOCORRO: «Vegetales fósiles en el complejo traquítico-sienítico de Gran Canaria». *Revista de la Academia Canaria de Ciencias*, 1995, vol. 7, n.º 2, pp. 77-91.

13 ANCOCHEA SOTO, E; C HUERTAS; MJ CANTAGREL y otros: «Evolution of the Cañadas edifice and its implications for the origin of the Cañadas Caldera (Tenerife, Canary Islands)». *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 1999, vol. 88, n.º 3, pp. 177-199.

14 LÓPEZ DE HEREDIA, U; N NANOS; E GARCÍA-DEL-REY y otros: «High seed dispersal ability of *Pinus canariensis* in stands of contrasting density inferred from genotypic data». *Forest Systems*, 2015, vol. 24, n.º 1, e-015, 13 pp.

15 LÓPEZ DE HEREDIA, U; R LÓPEZ; C COLLADA y otros: «Signatures of volcanism and aridity in the evolution of an insular pine (*Pinus canariensis* Chr. Sm. Ex DC in Buch)». *Heredity*, 2014, vol. 113, n.º 3, pp. 240-249.

16 NAVASCUÉS, M; Z VAXEVANIDOU; SC GONZÁLEZ-MARTÍNEZ y otros: «Chloroplast microsatellites reveal colonisation and metapopulation dynamics in the Canary Island pine». *Molecular Ecology*, 2006, vol. 15, n.º 10, pp. 2691-2698.

17 LÓPEZ DE HEREDIA, U; M VENTURAS; R LÓPEZ y L GIL: «High biogeographical and evolutionary value of Canary Island pine populations out of the elevational pine belt: the case of a relict coastal population». *Journal of Biogeography*, 2010, vol. 37, n.º 12, pp. 2371-2383.

18 GIL SÁNCHEZ, L e I GONZÁLEZ DONCEL: *Historia del paisaje forestal de las Islas Canarias*. Cabildo Insular de Tenerife, 2013.

19 DE NASCIMENTO, L; KJ WILLIS; JM FERNÁNDEZ-PALACIOS y otros: «The long-term ecology of the lost forests of La Laguna, Tenerife (Canary Islands)». *Journal of Biogeography*, 2009, vol. 36, n.º 3, pp. 499-514.

20 RODRÍGUEZ MARTÍN, JA; N NANOS; JC MIRANDA y otros: «Volcanic mercury in *Pinus canariensis*». *Naturwissenschaften*, 2013, vol. 100, n.º 8, pp. 739-747.

21 GARCÍA ESTEBAN, L; P GASSON; JM CLIMENTE y otros: «The wood of *Pinus canariensis* and its resinous heartwood». *IAWA Journal*, 2005, vol. 26, n.º 1, pp. 69-78.

22 CLIMENT, J; L GIL y J PARDOS: «Heartwood and sapwood development and its relationship to growth and environment in *Pinus canariensis* Chr. Sm ex DC». *Forest Ecology and Management*, 1993, vol. 59, n.º 1-2, pp. 165-174.

23 CHANO, V; R LÓPEZ; P PITA y otros: «Proliferation of axial parenchymatic xylem cells is a key step in wound closure of girdled stems in *Pinus canariensis*». *BMC Plant Biology*, 2015, vol. 15, n.º 64, 13 pp.

24 LÓPEZ, R; R BROSSA; L GIL y P PITA: «Stem girdling evidences a trade-off between cambial activity and sprouting and dramatically reduces plant transpiration due to feedback inhibition of photosynthesis and hormone signaling». *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, 285.

25 GARCÍA-DEL-REY, E; L GIL; N NANOS y otros: «Habitat characteristics and seed crops used by Blue Chaffinches *Fringilla teydea* in winter: implications for conservation management». *Bird Study*, 2009, vol. 56, n.º 2, pp. 168-176.

26 KLAUS, W: «Mediterranean pines and their history». *Plant Systematics and Evolution*, 1989, vol. 162, n.º 1, pp. 133-163.

27 Keeley, JE y PH Zedler: «Evolution of life histories in *Pinus*», en RICHARDSON, DM (ed.): *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, 2000, pp. 219-251.

28 CLIMENT, J; R TAPIAS; JA PARDOS y L GIL: «Fire adaptations in the Canary Islands pine (*Pinus canariensis*)». *Plant Ecology*, 2004, vol. 171, n.º 1, pp. 185-196.

29 LÓPEZ, R; A ZEHAVID; J CLIMENT y L GIL: «Contrasting ecotypic differentiation for growth and survival in *Pinus canariensis*». *Australian Journal of Botany*, 2007, vol. 55, pp. 759-769.

30 LÓPEZ, R; J RODRÍGUEZ-CALCERRADA y L GIL: «Physiological and morphological response to water deficit in seedlings of five provenances of *Pinus canariensis*: potential to detect variation in drought-tolerance». *Trees-Structure and Function*, 2009, vol. 23, n.º 3, pp. 509-519.

31 LÓPEZ, R; U LÓPEZ DE HEREDIA; C COLLADA y otros: «Vulnerability to cavitation, hydraulic efficiency, growth and survival in an insular pine (*Pinus canariensis*)». *Annals of Botany-London*, 2013, vol. 111, n.º 6, pp. 1167-1179.

32 CLIMENT, J; MR CHAMBEL; R LÓPEZ y otros: «Population divergence for heteroblasty in the Canary Island pine (*Pinus canariensis*, Pinaceae)». *American Journal of Botany*, 2006, vol. 93, n.º 6, pp. 840-848.

33 CLIMENT, J; MR CHAMBEL; E PÉREZ y otros: «Relationship between heartwood radius and early radial growth, tree age, and climate in *Pinus canariensis*». *Canadian Journal of Forest Research*, 2002, vol. 32, n.º 1, pp. 103-111.

34 LÓPEZ, R; J CLIMENT y L GIL: «Intraspecific variation and plasticity in growth and foliar morphology along a climate gradient in the Canary Island pine». *Trees*, 2010, vol. 24, n.º 2, pp. 343-350.

35 GIL, L; J CLIMENT; N NANOS y otros: «Cone morphology variation in *Pinus canariensis*

Sm». *Plant Systematics and Evolution*, 2002, vol. 235, n.º 1, pp. 35-51.

36 GARCÍA-DEL-REY, E; N NANOS; U LÓPEZ DE HEREDIA y otros: «Spatiotemporal variation of a *Pinus* seed rain available for an endemic finch in an insular environment». *European Journal of Wildlife Research*, 2011, vol. 57, n.º 2, pp. 337-347.

LOS AUTORES

Todos los autores pertenecen al grupo de investigación de Genética, Fisiología e Historia Forestal de la ETSI de Montes, Forestal y del Medio Natural de la Universidad Politécnica de Madrid. Los doctores **Unai López de Heredia** (unai.lopezdeheredia@upm.es), **Rosana López** (rosana.lopez@upm.es), **Carmen Collada** (carmen.collada@upm.es), **Pilar Pita** (pilar.pita@upm.es), **Álvaro Soto** (alvaro.soto.deviana@upm.es) y **Luis Gil** (luis.gil@upm.es) son profesores del Departamento de Sistemas y Recursos Naturales de la Universidad Politécnica de Madrid y han participado o liderado proyectos de investigación relacionados con aspectos estructurales, funcionales, moleculares e históricos del pino canario. **José Carlos Miranda** (jc.miranda@upm.es) y **Víctor Chano** (vmchano@gmail.com) son doctorandos FPU y FPI, respectivamente, que están realizando sus tesis doctorales en temas relacionadas con aspectos fisiológicos y moleculares de pino canario.

CITA RECOMENDADA

LÓPEZ DE HEREDIA, U; R LÓPEZ; C COLLADA y otros: «El pino canario: un superviviente entre volcanes». *inDiferente*, 2016, n.º 22, pp. 92-99.